Труды Зоологического института РАН
Том 314, № 1, 2010, с. 93–104

УДК 598.288.5

МИГРАЦИОННАЯ СТРАТЕГИЯ ВАРАКУШКИ (*LUSCINIA SVECICA*) В ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ. СООБЩЕНИЕ 1: ОСНОВНЫЕ ПАРАМЕТРЫ МИГРАЦИОННЫХ ОСТАНОВОК

И.Н. Панов[1]* и Н.С. Чернецов[2]

[1]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Научно-информационный центр кольцевания птиц, 117313 Москва, Центр кольцевания птиц, Россия; e-mail: kuksha@yandex.ru*

[2]*Зоологический институт Российской академии наук, Биологическая станция «Рыбачий», 238535 пос. Рыбачий, Калининградская обл., Россия; e-mail: nchernetsov@bioryb.koenig.ru*

РЕЗЮМЕ

Оценены основные параметры миграционных остановок (частота и продолжительность остановок, скорость жиронакопления) у варакушки в условиях северной тайги Восточной Фенноскандии, исследованы половозрастные различия в миграционной стратегии (сроки пролета и параметры миграционных остановок). Проанализированы данные первичных и повторных отловов паутинными сетями птиц на миграционной остановке. Взрослые варакушки предпринимают продолжительные остановки реже, чем молодые особи, быстрее набирая массу. Обсуждены причины различий сроков пролета половозрастных групп у варакушки в двух районах Фенноскандии и возможная связь непропорционально малой доли взрослых особей в отловах у ночных мигрантов (эффект побережья) с возрастными различиями в миграционной стратегии.

Ключевые слова: варакушка, миграционная стратегия, миграционные остановки, северная тайга, Фенноскандия

MIGRATORY STRATEGY OF BLUETHROATS, *LUSCINIA SVECICA*, IN EASTERN FENNOSCANDIA. PART 1: MAIN STOPOVER PARAMETERS

I.N. Panov[1]* and N.S. Chernetsov[2]

[1]*Bird Ringing Centre of Russia, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, 117313 Moscow, Bird Ringing Centre, Russia; e-mail: kuksha@yandex.ru*

[2]*Biological Station Rybachy, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 238535 Rybachy, Russia; e-mail: nchernetsov@bioryb.koenig.ru*

ABSTRACT

Main parameters of stopovers of bluethroats (rate and duration of stopovers and fuel deposition rate) in northern taiga of Eastern Fennoscandia were estimated, age and sex differences in the migration strategy (timing of migration and stopover parameters) were studied. First captures and recaptures of mist-netted birds were discussed. Adult bluethroats rarely make long stopovers and gain mass more rapidly than juveniles. The difference in the timing of migration between sex and age groups in two regions of Fennoscandia is discussed, together with the possible link between the too low proportion of adults in captures of nocturnal migrants (coastal effect) and age-related difference in migratory strategy.

Key words: bluethroat, strategy of migration, stopover, northern taiga, Fennoscandia

*Автор-корреспондент / Corresponding author.

ВВЕДЕНИЕ

Миграция воробьиных птиц состоит из бросков (миграционного полета) и остановок, причем на остановках птицы проводят до 90% времени миграции и осваивают до 70% всей потраченной на миграцию энергии (Чернецов 2003; Wikelski et al. 2003). Это определяет существенное значение миграционных остановок в организации миграции. Энергия, необходимая для миграционного полета, извлекается из пищи за счет гиперфагии, т.е. резкого увеличения интенсивности питания и количества съеденной пищи у птиц, находящихся в миграционном состоянии (Дольник 1975). Для этого птица должна находить большое количество пищи, причем мигрирующая особь на остановке должна делать это в новом для себя месте, в непривычном и часто неоптимальном биотопе (Chernetsov 2006), а период обустройства в этом новом районе желательно свести к минимуму (Chernetsov et al. 2004). Все это делает задачи, стоящие перед мигрирующей птицей на остановках, весьма нетривиальными, а экологию и поведение птиц на миграционных остановках – важным аспектом их биологии, причем не только с точки зрения фундаментальной науки, но и с точки зрения необходимости эффективной охраны мигрирующих птиц.

Варакушка (*Luscinia svecica*) – широко распространенный в Евразии вид дальних мигрантов из семейства дроздовых, гнездящийся от Скандинавии до Чукотки (и даже заходящий на Аляску) и от зоны тундры до зоны степей (Гладков 1954; Zink et al. 2003). Объектом наших наблюдений были птицы из популяций подвида *L. s. svecica*, гнездящиеся в северной части Фенноскандии и мигрирующие преимущественно в юго-восточном направлении к своим областям зимовок в Южной Азии. Мы изучали экологию и поведение варакушек на миграционных остановках на севере европейской России, недалеко от юго-западного побережья Кандалакшского залива Белого моря (Рис. 1).

Цель первого сообщения – оценить основные параметры миграционных остановок варакушки на начальном отрезке миграционного пути и проанализировать половозрастные различия в миграционной стратегии. Предполагая, что отлавливаемые нами варакушки относятся преимущественно к пролетным особям, мы проверяли гипотезу о том, что стратегия миграции осенью различается у молодых и взрослых варакушек, а также выясняли, различается ли стратегия миграции у самцов и самок. Кроме того, мы сравнивали ход пролета половозрастных групп и оценивали скорость жиронакопления у варакушек на остановке в начале трассы осенней миграции.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследований. В работе используется материал, собранный в дер. Черная Река (66°31´с.ш., 32°55´ в.д., Рис. 1), Карелия. Деревня Черная Река занимает расширение долины одноименной реки недалеко от места впадения ее в Белое море. В деревне примерно 45 дворов. Территория отличается большим разнообразием биотопов, интенсивно эксплуатируемых варакушкой во время миграционных остановок. Высокотравные луга с разной степенью увлажненности и закустаренности соседствуют здесь с крутыми, каменистыми, выпасаемыми склонами долины реки, а также огородами с плодовыми и декоративными кустарниками и отдельно стоящими группами высокоствольных деревьев (ель, береза, рябина, ольха). Общая площадь комплекса природно-антропогенных ландшафтов, включая окружающие деревню участки лесов «паркового типа» с угнетенными средними ярусами (подлеска и подроста), составляет около 1 км^2. В целом в районе исследований преобладают сомкнутая тайга и болота, без древостоя или с редкими угнетенными деревьями (в пропорции площадей примерно 4 к 1). Эти биотопы малопригодны для миграционных остановок варакушки. Приморские луга занимают небольшие площади (в 1–3 км от деревни). Ближайшие к дер. Черная Река населенные пункты со сходным набором биотопов (пос. Пояконда, дер. Нильма) расположены в 11 км на северо-запад и на восток соответственно. Кольцевание птиц на стационаре в дер. Черная Река проводится с 2001 г., причем с 2006 г. – в массовых масштабах.

Материал и методы отлова. Основная часть материала собрана в августе–сентябре 2008 г. Отлов птиц в этот год проводили с 11.08 по 01.10 стандартными паутинными сетями. Для привлечения птиц использовали «звуковую ловушку» (с регулярностью один раз в 2–4 дня в течение тем-

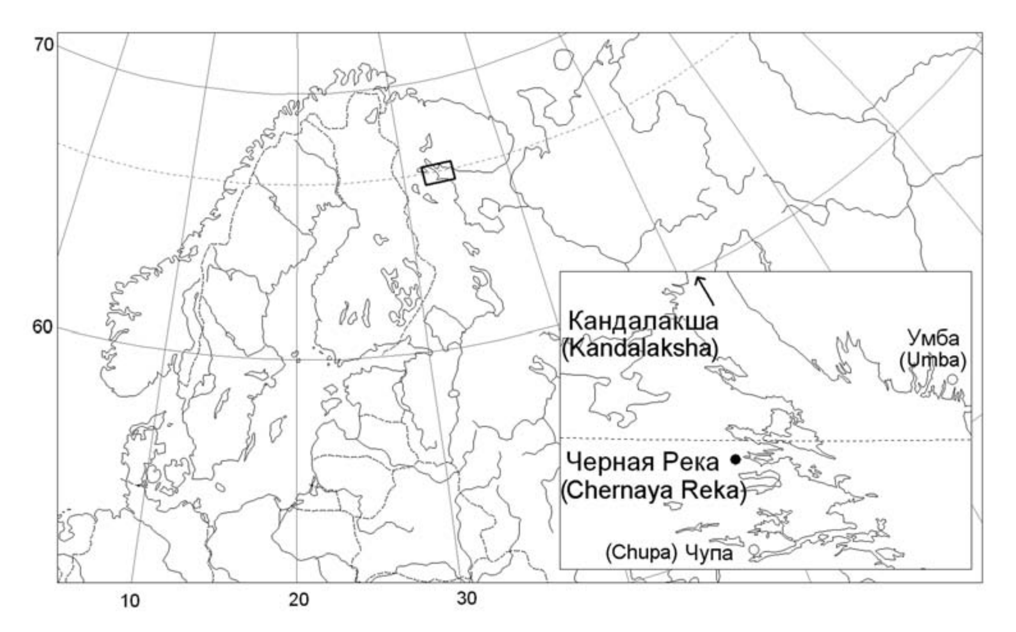


Рис. 1. Расположение района наблюдений

Fig. 1. Location of the study area

ного времени суток проигрывали видовую песню варакушки, см. сообщение 2, Панов и Чернецов 2010). Каждую отловленную птицу обрабатывали по стандартной методике (Виноградова и др. 1976), массу тела измеряли электронными весами с точностью до 0.1 г. Стадии линьки описывали по схеме, принятой для варакушки (Савинич и Гагинская 1990).

Первая варакушка была отловлена 14.08. В период с 14.08 по 24.08 было окольцовано всего 8 особей (все птицы первого года жизни). В расчетах продолжительности остановок и скорости жиронакопления нами использованы данные отловов, начиная с 25.08 (когда была отловлена первая взрослая птица) и до завершения пролета вида (последний отлов новой варакушки – 22.09, последний повторный отлов – 24.09). Время пролета половозрастных групп рассчитано по датам первых отловов всех птиц, начиная с 14.08. Для сравнения хода пролета приводятся данные, полученные в 2007 г., когда отлов проводился с 06.08 по 30.09, а новых варакушек отлавливали с 09.08 по 19.09.

Методы анализа данных. Для анализа хода миграции, сравнения средней массы, оценки доли особей, предпринявших продолжительную миграционную остановку среди линяющих и перелинявших птиц, и для сравнения средней продолжительности остановок в этих группах использовали стандартные статистические методы. Поскольку в последнем случае мы тестировали разницу между двумя группами, время пребывания особи на стационаре было рассчитано методом «минимальной продолжительности остановки» (разница межу датами первого и последнего отловов особи). Сравнение разницы средних велось тестами Стьюдента и Манна–Уитни, разницы долей – методом четырехпольных таблиц (χ^2): использовался программный пакет STATISTICA 6.0.

Для оценки продолжительности миграционных остановок на основе данных мечения – повторного отлова были использованы стохастические модели Кормака-Джолли-Себера (Lebreton et al. 1992; Williams et al. 2002). Эти модели оценивают сохраняемость, что в контексте миграционных остановок означает вероятность того, что особь, присутствующая в районе отлова в день i, будет все еще присутствовать в день i + 1 (Титов и Чернецов 1999; Чернецов 2003). Эта оценка может рассматриваться как вероятность остаться на остановке, так как смертностью во время сравнительно непродолжительных миграционных остановок можно пренебречь (Schaub et al. 2001; Schaub and Jenni 2001). Помимо ежednев-

ной сохраняемости, Φ_i, модели оценивают также вероятность того, что особь, присутствующая в районе в день i, будет поймана в день i (вероятность отлова – p_i).

Вероятность того, что впервые отлавливаемые птицы являются «транзитными» особями[1], и вероятность остановки «нетранзитных» птиц можно оценить с помощью модели со структурой, зависящей от времени (в днях), прошедшего с момента мечения (Pradel et al. 1997). Вероятность того, что вновь пойманная особь – «транзитная», равна $\tau = 1 - \Phi_1 / \Phi_2$, где Φ_1 – вероятность остановки в первый день, а Φ_2 – вероятность остановки в последующие дни (Титов и Чернецов 1999; Salewski et al. 2007).

Продолжительность остановки можно оценить на основе прямой и обратной сохраняемости путем простых преобразований (Schaub et al. 2001). Мы оценивали только продолжительность остановки после первого отлова (на основе прямой сохраняемости), т.к. в последних работах было показано, что включать оценки на основе обратной сохраняемости не следует (Efford 2005). Среднее значение продолжительности остановок (SL) и его 95% доверительный интервал определяли по формуле $SL = -1 / \ln\Phi$ (Schaub et al. 2001). Продолжительность остановки «транзитных» особей по определению равна одному дню.

Использование стохастических моделей позволяет точнее оценить абсолютное значение продолжительности миграционной остановки, тогда как метод «минимальной продолжительности» чаще всего дает искаженный результат (Чернецов 2003). Данные анализировали при помощи пакета MARK 4.3 (Cooch and White 2005). Для ранжирования моделей использовали информационный индекс Акайки (Burnham and Anderson 1998). Соответствие моделей данным оценивали с помощью программы RELEASE, имеющейся в пакете MARK 4.3. Изменение числа используемых для отлова сетей в ходе работ не влияет на результаты при анализе материала описанным методом, тем более число сетей было неизменным (максимальным) в большую часть периода наблюдений (с 27.08 по 19.09), полностью охватившую массовый пролет варакушки.

Скорость жиронакопления (точнее, скорость изменения массы) оценивали методом множественной пошаговой регрессии с ковариатами (Schaub and Jenni 2000; Чернецов 2003). В исходную модель, помимо скорости увеличения массы в течение светлого времени суток (DT) и подневной скорости увеличения массы с учетом ночных потерь (DD), были включены половозрастная группа (как категориальная переменная), исходная масса и дата (как показатель прогресса сезона).

Репризентативность данных, полученных с использованием звуковой ловушки. Условием сохранения репрезентативности данных, отражающих ход пролета, в случае применения при отлове дополнительных методов привлечения птиц является регулярное их использование. По возможности мы старались использовать звуковую ловушку регулярно и на протяжении всего периода массовой миграции. Распределение дней, когда отлов проводили со звуковой ловушкой, не отличается значимо от равномерного (например, для 2008 г., $\chi^2 = 0{,}60$, d.f. = 4, p = 0,90).

Дополнительные расчеты показали, что у молодых птиц, отловленных с применением (и без применения) звуковой ловушки, продолжительность миграционной остановки и скорость жиронакопления значимо не различаются. Наилучшая стохастическая модель не включала принадлежность к группе (<группа 1> птица поймана с помощью звукового отлова или <группа 2> без него) как значимый предиктор, т.е. была одинаково параметризована для обеих групп птиц. У взрослых варакушек были выявлены различия в продолжительности миграционной остановки в зависимости от условий отлова. Однако из-за малого числа взрослых птиц, отловленных без применения звуковой ловушки (среди которых только две особи были отловлены повторно), надежность такой оценки крайне низка. Мы полагаем, что даже если бы значимые различия в продолжительности остановки и скорости жиронакопления между птицами, отловленными с применением звуковой ловушки и без ее использования и имели место, полученные результаты отражали бы естественные значения этих параметров. Привлечение птиц увеличивает выборку и, соответственно, может увеличивать ее

[1] «Транзитной» особью здесь и далее в контексте миграционной остановки мы называем птиц, которые не остаются в районе наблюдений более чем на один день, соответственно предпринимающие остановку более чем на один день (как минимум, на одну ночь) – «нетранзитные» особи (Rappole and Warner 1976; Pradel, 1997).

внутреннее разнообразие. Применение звуковой ловушки на какое-то время меняет пространственное распределение птиц (см. сообщение 2), но у нас нет предпосылок полагать, что оно оказывает существенное воздействие на естественные значения основных параметров миграционных остановок, поэтому в первой части нашей работы мы рассматриваем весь материал, не разделяя птиц на пойманных с использованием звуковой ловушки и без ее применения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ход осеннего пролета и масса тела отлавливаемых птиц. В районе наших наблюдений на гнездовании варакушка исключительно редка: встречается не каждый год, а плотность гнездового населения даже в наиболее благоприятных для вида комплексах не превышает 1–3 пар на 1^2 км. Ежегодно отчетливо прослеживается начало массового осеннего пролета, когда за сутки отлавливается птиц больше, чем за 10–15 предыдущих дней отлова, вместе взятых; в 2008 г. оно пришлось на 29.08 (в 2007 г. – на 24.08). До этих дат проигрывание видовой песни не влекло за собой существенного увеличения количества отловленных птиц, тогда как во время массового пролета в дни после проигрывания песни число отлавливаемых варакушек значимо возрастало (в несколько раз, см. сообщение 2, Панов и Чернецов, 2010).

В 2008 г. 90% молодых птиц были пойманы в период с 29.08 по 18.09, медиана пришлась на 06.09, 90% взрослых отловлены с 29.08 и 13.09, медиана – 05.09. Взрослые варакушки появлялись в районе исследований раньше, чем молодые ($Z = -2.49$, $p < 0.02$). Среди молодых варакушек самки прибывали в район исследований значимо раньше самцов (медианы 04.09 и 07.09 соответственно, $Z = -4.54$, $p < 0.001$). Среди взрослых птиц, напротив, самцы пролетали раньше самок (медианы 01.09 и 07.09, соответственно, $Z = -2.36$, $p < 0.05$). В 2007 г. с 09.08 по 19.09 всего было поймано 366 молодых и 62 взрослых особи, взрослые варакушки появлялись в районе наших исследований в среднем в одно время с молодыми ($Z = -0.94$, $p = 0.35$, для обеих групп медиана – 03.09). Среди молодых варакушек, как и в 2008 г., самки прибывали в район исследований значимо раньше самцов (медианы 1.9 и 5.9, соответственно, $Z = -5.58$, $p < 0.001$), среди взрослых половых различий во времени пролета не выявлено (медианы 02.09 и 03.09 соответственно, $Z = -0.16$, $p = 0.88$).

За период с 25.08 по 22.09 2008 г. нами были окольцованы 339 молодых (в т.ч. 144 самки и 187 самцов) и 51 взрослая (в т.ч. 20 самок и 29 самцов) варакушка. Из них повторные отловы в последующие дни дали 216 молодых (в т.ч. 95 самок и 117 самцов) и 21 взрослая (в т.ч. 7 самок и 14 самцов) птица. Именно эти выборки птиц использовали в расчетах продолжительности миграционных остановок и скорости жиронакопления.

Птицы, сделавшие впоследствии остановку более чем на один день, в среднем весили при первом отлове меньше, чем птицы, не давшие повторные отловы в последующие дни для всех четырех половозрастных групп, однако различия во всех четырех случаях не были значимы (Табл. 1).

Совмещение линьки и миграции. Мигрирующие варакушки совмещают последние стадии линьки с началом миграции. Из 318 пойманных (начиная с 25.08.2008) молодых варакушек (у которых была определена стадия линьки), 41 (13%) птица при первом отлове находилась на IV стадии, 179 особей (56%) – на V стадии, и 98 варакушек (31%) завершили линьку. Среди взрослых птиц при первом отлове стадия линьки была определена у 43 особей: 1 особь (2%) была на IX стадии, 12 (28%) – на X стадии, 13 (30%) – на XI, и 17 (40%) перелиняли полностью. Доля линных варакушек уменьшалась с продвижением сезона, но они встречались вплоть до последних дней миграции. Значимых различий в доле особей, совершивших остановку более чем на один день, у линяющих и завершивших линьку птиц не выявлено ($\chi^2 = 3.38$, d.f. = 1, $p = 0.066$ у молодых и $\chi^2 = 0.00$, d.f .= 1, $p = 0.97$ – у взрослых). Также не различалась и минимальная продолжительность миграционной остановки ($Z = -1.55$, $p = 0.12$ и $Z = -0.22$, $p = 0.82$, соответственно). Такой результат позволил нам в дальнейшем рассматривать долинивающих и перелинявших птиц совместно.

Продолжительность миграционных остановок у половозрастных групп. Мы провели анализ продолжительности остановок с помощью моделей мечения – повторного отлова, используя деление птиц на 4 половозрастные группы (взрослые самцы, взрослые самки, молодые самцы, молодые самки). Различия были выявлены только между возрастными группами (т.е. наибольшую поддержку по информационному критерию Акайки

Таблица 1. Сравнение массы тела у варакушек, не давших повторных отловов (I) и давших повторные отловы на следующий день и далее (II).

Table 1. Comparisons of body mass between bluethroats that produced (I) and did not produce (II) recaptures at least one day after the initial capture.

Группа (Group)	I, M ± S.E.	II, M ± S.E.	t	p
Взрослые самки (Adult females)	17.01 ± 0.33 n=12	16.34 ± 0.14 n=7	1.89	0.080
Взрослые самцы (Adult males)	17.47 ± 0.30 n = 15	17.42 ± 0.27 n = 14	0.11	0.90
Молодые самки (Juvenile females)	16.21±0.12 n = 49	16.11±0.10 n = 92	0.63	0.51
Молодые самцы (Juvenile males)	17.04 ± 0.09 n = 65	16.84 ± 0.07 n = 115	1.78	0.075

получали модели с параметрами, различающимися между этими группами), а между полами внутри возрастных групп различий обнаружено не было, поэтому мы повторно провели анализ данных, разделяя птиц только на молодых и взрослых, что позволило включить в рассмотрение варакушек, у которых пол не был определен.

Имеющиеся данные наилучшим способом описывает смешанная модель Φ(a2g) p(a2g) (Табл. 2). Эта модель предполагает наличие различий в сохраняемости между взрослыми и молодыми птицами и зависимую от «возраста»[2] подневную сохраняемость взрослых птиц: более низкую с первого дня на второй ($Φ_1$), и более высокую – во все последующие дни ($Φ_2$). Сохраняемость молодых птиц постоянна, не зависит от времени, прошедшего с момента маркирования, и численно равна сохраняемости взрослых варакушек, начиная со второго дня остановки ($Φ_2$, Табл. 3). Вероятность отлова также зависела от «возраста» у взрослых птиц и оказалась постоянной у молодых (Табл. 3).

Вторая по поддержке модель (Табл. 2) имела похожую структуру и отличалась только по разным (но очень близким, 0.768 и 0.790) значениям сохраняемости взрослых птиц после второго дня остановки и молодых птиц. Такое сходство (а также тот факт, что данные по взрослым птицам, выборка по которым была меньше, описывалась моделью с более сложной структурой, чем по молодым особям) говорит о высокой степени достоверности выявленной вариации подневной сохраняемости взрослых варакушек.

Средняя продолжительность миграционных остановок молодых варакушек на нашем стационаре составляет 4.24 дня (95% доверительный интервал – от 3.73 до 4.77 дня). Среди взрослых птиц 78% покидают район дер. Черная Река после однодневной остановки (сохраняемость в первую ночь – 0.217); оставшиеся 22% задерживаются на такой же срок, как и молодые птицы (в среднем 4.24 дня).

Скорость жиронакопления. Методом пошаговой регрессии (Schaub and Jenni 2000; Чернецов 2003) была получена модель, включающая следующие значимые факторы: исходная масса (отрицательно влияет и на почасовую, и на подневную скорость набора массы), половозрастная группа (только для молодых птиц; Табл. 4). Дата (т.е. прогресс сезона) не оказывала значимого влияния на скорость жиронакопления.

Взрослая варакушка со средней (для давшей повторный отлов птицы) начальной массой 16.6 г,

[2] «Возрастом» в расчетах параметров миграционных остановок методом стохастических моделей (вслед за демографическими расчетами, где этот метод применяли изначально) традиционно называют время, прошедшее с момента маркирования. В дальнейшем использование термина «возраст» (в кавычках) будет относиться не к возрасту птицы, а ко времени, проведенному ею на стационаре.

Таблица 2. Сравнение моделей, описывающих структуру варьирования подневной сохраняемости и вероятности отлова варакушек во время осенней миграции в дер. Черная Река.

Table 2. Models that describe structure of variation of daily apparent survival and capture probability of bluethroats during autumn passage in Chernaya Reka.

Модель (Model)	AICc	ΔAICc	Вес модели (Model weight)	Число параметров (Number of parameters)	Отклонение от данных (Deviation)
Φ(a2g) p(a2g)	2118.339	0	0.45822	4	1073.177
Φ(g + a2) p(a2g)	2120.269	1.9309	0.34356	5	1073.08
Φ(g*a2) p(a2g)	2120.896	2.5572	0.12645	6	1071.673
Φ(g*a2) p(g + a2)	2122.893	4.5544	0.03403	7	1071.632
Φ(g*a2) p(g*a2)	2123.615	5.2762	0.02402	8	1070.31
Φ(g) p(.)	2127.778	9.4391	0.01238	3	1084.638
Φ(g) p(g)	2129.66	11.3218	<0.001	4	1084.498
Φ(t) p(g)	2136.597	18.2587	<0.001	37	1021.473
Φ(.) p(g)	2138.849	20.5106	<0.001	3	1095.709
Φ(t) p(.)	2141.962	23.6233	<0.001	36	1029.054
Φ(.) p(.)	2142.324	23.9853	<0.001	2	1101.2
Φ(g) p(t)	2142.406	24.0677	<0.001	37	1027.282
Φ(.) p(t)	2159.928	41.5895	<0.001	36	1047.02
Φ(t) p(t)	2173.639	55.3009	<0.001	70	981.6294
Φ(g*t) p(.)	2181.75	63.4117	<0.001	71	987.2915
Φ(g*t) p(g)	2182.952	64.6138	<0.001	72	986.0374
Φ(g) p(g*t)	2199.042	80.7038	<0.001	72	1002.127
Φ(.) p(g*t)	2206.118	87.7796	<0.001	71	1011.659
Φ(g*t) p(t)	2221.811	103.4725	<0.001	105	939.4821
Φ(t) p(g*t)	2226.051	107.7126	<0.001	105	943.7222

Обозначения: (.) – параметр постоянный; (t) – параметр зависит от времени (отдельное значение для каждого дня); (g) – параметр постоянный, но различается по группам (молодые и взрослые особи); (a2) – параметр зависит от времени, прошедшего со дня маркирования («возраста»), «возрастных» групп две; AICc – значение информационного критерия Акайки с поправкой на малый размер выборки; ΔAICc – отклонение этого значения у каждой модели от значения у лучшей модели.

Designations: (.) – parameter is constant; (t) – parameter is time-dependent (separate value for each day); (g) – parameter is time-independent but group-dependent (juveniles vs. adults); (a2) – parameter is time-since-marking-dependent, two ‘age’ classes; AICc – Akaike Information Criterion with a correction for small sample size; ΔAICc – deviation of AICc from the best model.

Таблица 3. Параметризация наилучшей модели, описывающей подневную сохраняемость и вероятность отлова варакушек во время осенней миграции в дер. Черная Река.

Table 3. Parametrization of the best model of daily apparent survival and capture probability of bluethroats during autumn passage in Chernaya Reka.

Параметр (Parameter)	Средняя оценка (Estimate)	SE	95% доверительный интервал (95% confidence interval)
Φ_1	0.217	0.064	0.116–0.378
Φ_2	0.790	0.012	0.765–0.812
p_1	0.814	0.159	0.357–0.972
p_2	0.254	0.016	0.225–0.286

Обозначения: Φ_1 – сохраняемость взрослых птиц в первую ночь после первого отлова; Φ_2 – сохраняемость взрослых птиц в последующие ночи, а также постоянная сохраняемость молодых птиц; p_1 – вероятность отлова взрослых особей в первый день; p_2 – вероятность отлова взрослых особей в последующие ночи, а также постоянная вероятность отлова молодых птиц.

Designations: Φ_1 apparent survival rate of adults during the night following the first capture; Φ_2 – apparent survival rate of adults in subsequent nights and the constant survival rate of juveniles; p_1 – capture probability of adults during the first day; p_2 – capture probability of adults in subsequent days and the constant capture probability of juveniles.

Таблица 4. Модель множественной регрессии, описывающая скорость жиронакопления у варакушек, отлавливаемых на стационаре в дер. Черная Река.

Table 4. Multiple regression model of fuel deposition rate in bluethroats in Chernaya Reka.

Факторы (Factors)	Бета (Beta)	S.E.	B	S.E.	t(218)	p-level
DT	1.76488	2.167117	0.210783	0.258822	0.81439	0.416
JD*DD	−1.41529	1.777595	−0.001009	0.001267	−0.79618	0.427
MASS*DT	−4.09936	1.075903	−0.029585	0.007765	−3.81016	0.0002
FSAD	−0.42120	0.072914	−0.609487	0.105509	−5.77664	0.0000
MASS*DD	−3.93526	0.957706	−0.041345	0.010062	−4.10904	0.0001
DD	5.75796	2.195236	1.008049	0.384322	2.62293	0.0093
MSAD	−0.16911	0.078475	−0.221144	0.102619	−2.15500	0.0323
MAD	0.08246	0.049223	0.835287	0.498592	1.67529	0.095
JD*DT	2.96331	1.980628	0.001422	0.000951	1.49615	0.136

Значимые факторы выделены полужирным шрифтом. $F = 23.2$, d.f. = 9.218; $R^2 = 0.49$, $p < 0.001$.

Significant factors are printed bold. $F = 23.2$, d.f. = 9.218; $R^2 = 0.49$, $p < 0.001$.

пойманная в медианную дату 5.09, наберет за один день 0.28 г (95% доверительный интервал –0.22 – +0.79 г), или 1.7% от исходной массы. Таким образом, те взрослые птицы, которые делают продолжительные остановки (22%), набирают в среднем 0.28 г × 4.24 = 1.19 г, или 7% от исходной массы. Для молодой самки среднее значение скорости набора массы составляет –0.32 г/сут (95% доверительный интервал –0.88 – +0.23), для молодого самца – 0.06 (–0.51 – +0.63). Фактически это означает, что молодые птицы в среднем не увеличивают массу в ходе осенних миграционных остановок в дер. Черная Река при высокой индивидуальной вариации скорости жиронакопления.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали наши наблюдения, большая часть варакушек, отлавливаемых в дер. Черная Река, не являются местными птицами. Это подтверждает как динамика отловов (наличие четкой границы массового пролета и незначительное число отловленных птиц до него, несмотря на привлечение звуком), так и отсутствие в отловах особей на начальных и средних стадиях линьки.

Как продолжительность миграционных остановок, так и скорость жиронакопления у наблюдаемых нами варакушек различались у взрослых и молодых птиц. Для взрослых варакушек характерно наличие двух групп особей: останавливающихся на 1 день (78%) и останавливающихся более чем на 1 день (22%). Поскольку у ночных мигрантов, к которым относится варакушка, миграционный полет приурочен исключительно к темному времени суток, даже единожды отловленные особи рассматриваются как останавливающиеся на 1 день («транзитные»). Наличие групп «транзитных» и «нетранзитных» особей было впервые отмечено Дж. Рапполом и Д. Уорнером (Rappole and Warner 1976) и затем было формально показано с помощью стохастических моделей мечения – повторного отлова у многих воробьиных – ночных мигрантов в разных районах (Chernetsov et al. 2007; Salewski et al. 2007; Чернецов 2008). Существование двух этих групп мигрирующих птиц, по-видимому, является важным свойством стратегии миграции взрослых варакушек (как и ряда других воробьиных мигрантов, Чернецов 2008), и оценка доли особей, остановившихся на 1 день, и средней продолжительности остановки тех, кто остался на более длительный срок, несет больше информации. Средняя продолжительность остановок всех взрослых варакушек составит 0.78 × 1 день + 0.22 × 4.24 дня = 1.7 дня, но это число не имеет большого биологического смысла.

Скорость жиронакопления взрослых варакушек составляла около 1.7% от начальной массы в сутки; таким образом, те из них, кто остался на продолжительный срок, накапливали в среднем около 7% от исходной массы. Молодые варакушки в среднем не увеличивали свою массу в ходе пребывания в дер. Черная Река. Необходимо подчеркнуть, что потеря массы, выявленная нами у молодых самок, – это усредненный показатель: для всех птиц (а в особенности для молодых особей) характерны большие индивидуальные различия в скорости жиронакопления. Несомненно, определенная доля особей (в первую очередь среди варакушек первого года жизни) действительно может терять массу, в т.ч. на нескольких следующих друг за другом миграционных остановках в северной тайге. Часть из этих птиц представляет собой материал для элиминации естественным отбором, другая же их часть, вероятно, начинает набирать вес с продвижением к югу – в более благоприятных ландшафтно-экологических условиях, а также приобретя определенный опыт более эффективного поведения на миграционных остановках. Необходимо также учитывать, что использованные методы дают консервативную (т.е. минимальную) оценку абсолютной скорости жиронакопления, и поэтому доля птиц, неизменно теряющих вес, в действительности невелика.

Разная продолжительность миграционных остановок взрослых и молодых птиц, а точнее, разная структура вариации продолжительности остановки у этих групп, указывает на различия в миграционных стратегиях уже на первых этапах осенней миграции. По-видимому, взрослые птицы останавливаются на относительно продолжительный срок, в среднем на 4–5 дней, накапливают жир в количестве около 7% от исходной массы, после чего делают подряд несколько ночных бросков, разделенных однодневными остановками. Молодые птицы накапливают жир очень медленно, после каждого ночного миграционного броска они останавливаются в среднем на 4–5 дней. Естественно, в результате скорость продвижения по трассе молодых варакушек должна оказываться намного ниже, чем у взрослых особей, что под-

тверждается данными из Швеции, основанными на анализе находок окольцованных птиц (Ellegren 1990), и соответствует результатам многолетних наблюдений в Эйлате (Израиль), где осенью взрослые варакушки встречаются значимо раньше молодых (Markovets et al. 2008).

В целом результаты изучения миграционной стратегии варакушек в северной тайге восточной Фенноскандии сходны с данными из окрестностей Евле (60°42´ с.ш., 17°11´ в.д.), средняя Швеция (Ellegren 1991). В обоих районах взрослые птицы делали остановку реже и в среднем на менее продолжительный срок, чем молодые особи; у первых скорость жиронакопления либо средний уровень жирности оказались выше. Ни в Швеции, ни в дер. Черная Река не выявлено существенных половых различий в вышеупомянутых параметрах. Так же, как и в Швеции, в районе наших исследований молодые самки пролетают раньше, нежели чем молодые самцы.

Наши результаты 2008 г. отличались от результатов Х. Эллегрена значимо более ранним прибытием взрослых птиц (по сравнению с молодыми особями), значимыми различиями в сроках пролета взрослых самцов и самок, а также в целом более поздними сроками миграции всех птиц. Первое и второе может оказаться следствием поздней сезонной фенологии 2008 г. (в первую очередь позднего окончания гнездования и линьки). Взрослые птицы в таких условиях могли совмещать линьку и размножение и корректировать сроки начала миграции, дабы компенсировать отставание от среднего фенологического «графика», а молодые не имели такой возможности. Изучение линьки западносибирских популяций варакушки показало, что начало постювенальной линьки не зависит от сроков вылупления, а ее ход и сроки окончания имеют преимущественно эндогенную регуляцию (Рыжановский 1988). Возможно также, что взрослые самцы имеют больше возможности совмещать начальные стадии линьки с последними этапами гнездования и, соответственно, начинать миграцию раньше самок. По крайней мере, такая ситуация описана для северных популяций другого дальнего мигранта – мухоловки-пеструшки (Артемьев 2008). В пользу такого объяснения говорят также результаты «обычного» по фенологии 2007 г., когда последовательность пролета половозрастных групп в дер. Черная Река полностью копировали ситуацию в Швеции.

Средние даты пролета в дер. Черная Река в 2008 г. оказались на 2–3 дня позже дат самого позднего пролета в Швеции (1980 г., среди 4 лет: 1980–82 и 1988 гг.), несмотря на то, что район исследований в Швеции расположен более чем на 600 км южнее нашего стационара. Не исключено, что в 2008 г. пролет варакушки на востоке Фенноскандии оказался одним из самых поздних за много лет. Затяжная весна и холодная первая половина лета в этом году предшествовали необычно теплой и поздно наступившей осени. Известно также, что позднее гнездящиеся птицы из северных географических популяций мигрируют в среднем позже своих южных сородичей. Но если рассматривать общую географию миграции номинотипического подвида варакушки, окажется, что район наблюдений Х. Эллегрена в Швеции находится в среднем дальше от областей зимовки в Южной Азии, нежели юго-западный берег Кандалакшского залива (например, разница расстояний до среднего течения р. Инд составляет около 300 км). К тому же птицам, мигрирующим из Скандинавии напрямую, необходимо преодолевать Балтийское море, а путь из дер. Черная Река лежит над сушей. Все это может позволять птицам мигрировать через Восточную Фенноскандию в среднем в более поздние сроки.

Соотношение числа молодых и взрослых варакушек в отловах в дер. Черная Река близко к пропорции 7 : 1, что явно не соответствует соотношению возрастов в популяциях. Не исключено, что возрастные различия в миграционных стратегиях имеют место у многих воробьиных – ночных мигрантов, и что именно они (по крайней мере, отчасти) ответственны за т.н. «эффект побережья». Эффектом побережья называют резко сниженную долю взрослых птиц у ночных мигрантов в отловах на побережьях крупных водоемов (Murray 1976; Ralph 1978; Паевский 2008). Это явление объясняли, исходя из различий поведения взрослых и молодых особей во время миграционного полета и приземления (Паевский 2008). На наш взгляд, стоит говорить и о возрастных различиях в стратегиях на миграционных остановках. Если взрослые птицы в среднем проводят на остановках более короткий срок, чем молодые, вероятность быть отловленными у этой группы меньше, и в результате их доля в отловах оказывается меньше действительной доли в популяциях. Таким образом, непропорционально низкая доля взрослых

птиц в отловах может иметь место не только на побережьях водоемов, но и на внутриматериковых участках пролетных путей. Степень выраженности этого явления, вероятнее всего, зависит от ландшафтной обстановки, которая усиливает (или сглаживает) возрастные различия в миграционных стратегиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Средняя продолжительность миграционной остановки варакушки в северной тайге Восточной Фенноскандии составляет 4.24 дня. За это время взрослые птицы увеличивают свою массу в среднем на 7%, а молодые в среднем практически не набирают массы. Нами выявлены возрастные различия в стратегиях миграции варакушки: взрослые особи оказываются более «эффективными» во время осенней миграции; они быстрее, чем птицы первого года жизни, накапливают жир и значимо реже делают продолжительные миграционные остановки. Такая ситуация влечет за собой непропорционально низкую долю взрослых особей, регистрируемых при отлове с целью кольцевания, у многих видов воробьиных птиц (преимущественно ночных мигрантов) в период миграций. «Эффект побережья» стоит признать одним из частных следствий возрастных различий в миграционных стратегиях. Различий в частоте и продолжительности миграционных остановок у самцов и самок варакушек в пределах одной возрастной группы не выявлено, несмотря на наблюдаемые в отдельные годы значимые различия в сроках пролета половозрастных групп.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны С. Денисову, А. Кабанову, Е. Кисткину, А.В. Матюхину и В.Ю. Семашко за помощь в кольцевании птиц, а также проф. И.В. Бурковскому за содействие в организации стационара. Ценные замечания по тексту сообщения сделали И.В. Бурковский, К.Е. Литвин и Е.Л. Мацына. Авторы признательны также В.А. Паевскому и В.В. Гаврилову за рецензирование рукописи статьи и сделанные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Артемьев А.В. 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной части ареала. Москва: Наука, 267 с.

Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Наука, Москва, 191 с.

Гладков Н.А. 1954. Варакушка *Luscinia svecica* L. // Г.П. Дементьев и Н.А. Гладков (Ред.) Птицы Советского Союза. **6**. Москва: Советская наука: 599–609.

Дольник В.Р. 1975. Миграционное состояние птиц. Москва: Наука, 399 с.

Паевский В.А. 2008. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. Санкт-Петербург – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 235 с.

Панов И.Н. и Чернецов Н.С. 2010 (в печати). Миграционная стратегия варакушки (*Luscinia svecica*) в восточной Фенноскандии. Сообщение 2: Реакция на акустические маркеры и выбор биотопа на миграционной остановке. *Труды Зоологического института РАН*, **314**(2).

Рыжановский В.Н. 1988. Послегнездовой период жизни варакушки (*Luscinia svecica*). 1. Распадение выводков и постювенальная линька. *Зоологический журнал*, **67**(1): 68–78.

Савинич И.Б. и Гагинская А.Р. 1990. Варакушка – *Cyanosylvia svecica* (L.) В кн.: Т.А. Рымкевич (Ред.) Линька воробьиных птиц северо-запада СССР. Ленинград: Издательство ЛГУ: 57–59.

Титов Н.В. и Чернецов Н.С. 1999. Стохастические модели как новый метод оценки продолжительности миграционных остановок птиц. *Успехи современной биологии*, **119**(4): 396–403.

Чернецов Н.С. 2003. Экология и поведение воробьиных птиц на миграционных остановках: постановка проблемы. *Орнитология*, **30**: 136–146.

Чернецов Н.С. 2008. Миграции воробьиных птиц: остановки и полет. Автореферат диссертации доктора биологических наук. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 48 с.

Burnham K.P. and Anderson D.R. 1998. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, 354 p.

Chernetsov N. 2006. Habitat selection by nocturnal passerine migrants en route: mechanisms and results. *Journal of Ornithology*, **147**(2): 185–191.

Chernetsov N.S., Skutina E.A., Bulyuk V.N., Tsvey A.L. 2004. Optimal stopover decisions of migrating birds under variable stopover quality: model predictions and the field data. *Журнал общей биологии*, **65**(3): 211–217.

Chernetsov N., Bulyuk V.N., Ktitorov P. 2007. Migratory stopovers of passerines in an oasis at the crossroad of the African and Indian flyways. *Ringing & Migration*, **23**(4): 243–251.

Cooch E. and White E. 2005. Program MARK: a gentle introduction. 5th edition. 313 p. http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/

Efford M. 2005. Migrating birds stop over longer than usually thought: comment. *Ecology,* **86**(12): 3415–3418.

Ellegren H. 1990. Autumn migration speed in Scandinavian Bluethroats *Luscinia s. svecica. Ringing & Migration*, **11**: 121–131.

Ellegren H. 1991. Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats *Luscinia s. svecica* in relation to age and sex. *Ornis Scandinavica*, **22**(4): 340–348.

Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R. 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **62**(1): 67–118.

Markovets M., Zduniak P., Yosef R. 2008. Differential sex- and age-related migration of Bluethroats *Luscinia svecica* at Eilat, Israel. *Naturwissenschaften*, **95**: 655–661.

Murray B.C. 1976. The return to the mainland of some nocturnal migrants over the sea. *Bird-Banding*, **47**(4): 345–358.

Pradel R., Hines J.E., Lebreton J.-D., Nichols J.D. 1997. Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, **53**(1): 60–72.

Ralph C.J. 1978. Disorientation and possible fate of young passerine coastal migrants. *Bird-Banding*, **49**(3): 237–247.

Rappole J.H. and Warner D.W. 1976. Relationships between behavior, physiology and weather in avian transients at a migration stopover site. *Oecologia*, **26**(3): 193–212.

Salewski V., Thoma M., Schaub M. 2007. Stopover of migrating birds: simultaneous analysis of different marking methods enhances the power of capture-recapture analysis. *Journal of Ornithology*, **148**(1): 29–37.

Schaub M. and Jenni L. 2000. Fuel deposition of three passerine bird species along migration route. *Oecologia*, **122**(3): 306–317.

Schaub M. and Jenni L. 2001. Stopover durations of three warbler species along their autumn migration route. *Oecologia*, **128**(2): 217–227.

Schaub M., Pradel R., Jenni L., Lebreton J.-D. 2001. Migrating birds stop over longer than usually thought: an improved capture-recapture analysis. *Ecology*, **82**(3): 852–859.

Wikelski M., Tarlow E.M., Raim A., Diehl R.H., Larkin R.P., Visser G.H. 2003. Costs of migration in free-flying songbirds. *Nature*, **423**(6941): 704.

Williams B.K., Nichols J.D., Conroy M.J. 2002. Analysis and management of animal populations. San Diego, 817 p.

Zink R.M., Drovetski S.V., Questiau S., Fadeev I.V., Nesterov E.V., Westberg M.C., Rohwer S. 2003. Recent evolutionary history of the bluethroat (*Luscinia svecica*) across Eurasia. *Molecular Ecology*, **12:** 3069–3075.

Представлена 23 марта 2009; принята 11 февраля 2010.